Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart 15. November 1968 Nr. 193

Kritische Bemerkungen über den Bau der Flügelwurzel bei den Dipteren und die Frage nach der Monophylie der Nematocera

Von Willi Hennig, Stuttgart

Mit 13 Abbildungen

Der vorliegende skizzenhafte Beitrag zur phylogenetischen Systematik der Dipteren bezieht seine Rechtfertigung aus der Aufgabe des Verfassers, die „Ordnung Diptera" für das deutsche „Handbuch der Zoologie" neu zu bearbeiten und auch ein Kapitel „Phylogeny and Classification of Diptera" für das geplante „Manual of N. American Diptera" zu schreiben. In beiden Darstellungen müssen notwendigerweise Auffassungen zum Ausdruck gebracht werden, die in manchen Hinsichten von Vorstellungen abweichen, die ich früher vertreten habe. Einerseits ist es aber nicht möglich, alle neuen Auffassungen im gegebenen Rahmen der genannten Handbücher ausführlich zu begründen, während andererseits auf dem Verfasser eines Handbuch-Beitrages besondere Verantwortung lastet, weil die in einem solchen Zusammenhange geäußerten Tatsachen und Annahme einen breiten und nachhaltigen Einfluß auszuüben pflegen, auch dann, wenn ihre Unrichtigkeit bald nachgewiesen wird.

Dementsprechend sollen die nachstehenden Ausführungen nicht nur meine jetzigen Vorstellungen über die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Teilgruppen der sogenannten „Nematocera" begründen, soweit mir das bis jetzt möglich ist, sie sollen noch mehr zur Prüfung und genaueren Untersuchung anregen. Ihren Zweck hätten sie auch erreicht, wenn sie den Nachweis ihrer Unrichtigkeit in entscheidenden Punkten herausfordern sollten. Auch das wäre ein großer Fortschritt über den gegenwärtigen Zustand der Unsicherheit hinaus.

Dankbar möchte ich anerkennen, daß einige der im folgenden dargestellten Ansichten angeregt wurden durch Diskussionen mit meinen Freunden und Kollegen im Entomology Research Institute, Ottawa (Canada), und daß einige auf dem Vergleichsmaterial beruhen, das mir im genannten Institute zur Verfügung stand.

1. Der Gegensatz zwischen Flügelstiel und Flügelspreite und seine systematische Bedeutung

Unter den zahlreichen offenen Fragen, die das System der Dipteren gegenwärtig noch enthält, ist zweifellos die nach der Monophylie der „Nematocera" am wichtigsten. In Europa ist es gegenwärtig noch üblich, in der „Ordnung Diptera" 2 Unterordnungen, Nematocera und Brachycera, zu unterscheiden. Der vor wenigen Jahren erschienene Katalog der nordamerikanischen Dipteren (Stone et allii 1965) nennt als 3. Unterordnung noch die Cyclorrhapha. Es besteht aber keinerlei Zweifel darüber, daß die Cyclorrhapha zusammen mit den „Brachycera" des genannten Kataloges (den sogenannten „orthorrhaphen Brachyceren" anderer Systeme) eine monophyletische Gruppe bilden, die im phylogenetischen System auch einen Namen haben muß. Der traditio-

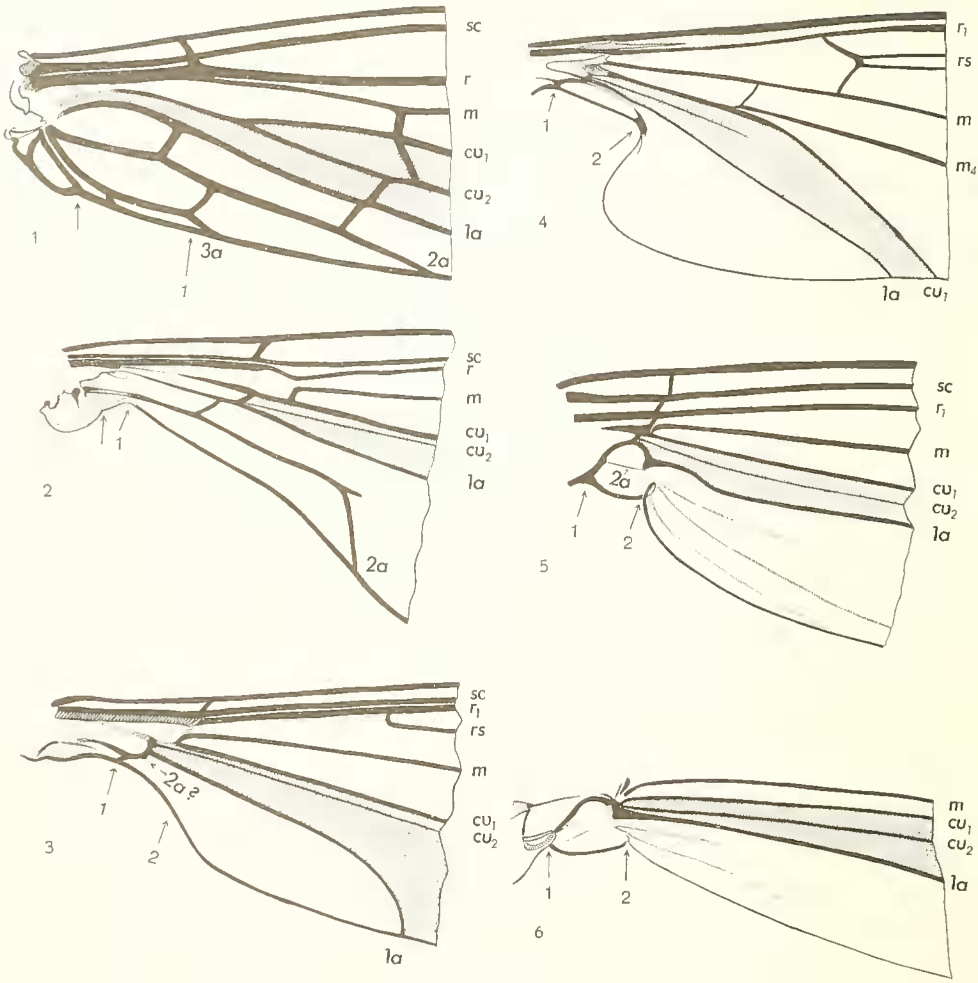


Abb. 1—6. Basalabschnitte der Flügel von *Panorpa communis* L. (1: Mecoptera), *Trichocera* spec. (2: Tipulomorpha), *Ptychoptera* (3: Psychodomorpha), *Liponeura bilobata* Loew (4: Blephariceridae), *Culiseta annulata* Schrank (5: Culicidae) und *Anatopynia* spec. (6: Chironomidae).

Der linke, nicht mit einer Nummer versehene Pfeil in Abb. 1 und 2 bezeichnet die proximale Grenze der Neala („Flügelschüppchen"). Der Aderstumpf an 2a in Abb. 2 ist eine Anomalie. Er weist aber wohl darauf hin, daß die scharfe Biegung der 2. Analader bei *Trichocera* eine sekundäre Erscheinung ist. In Abb. 6 ist nur die hintere Hälfte des Flügels gezeichnet: Das Radialisgebiet und die vor diesem liegenden Teile sind weggelassen. Die mit 1 und 2 bezeichneten Pfeile in den Abb. 3—6 bezeichnen die Grenzen des Flügelstieles (der „Basiala"). Bei 1 liegt die distale Grenze zwischen der Neala und dem eigentlichen Flügel.

nelle Name dieser monophyletischen Gruppe ist „Brachycera" und wir wollen ihn auch weiterhin für sie verwenden. Die Cyclorrhapha bleiben dann im System eine Teilgruppe der Brachycera.

Bei weitem nicht so klar zu beantworten ist die Frage, ob auch die „Nematocera" eine monophyletische Gruppe und als solche die Schwestergruppe der Brachycera sind. Nur in diesem Falle wäre es — im Sinne der phylogenetischen Systematik — gerechtfertigt, bei den Dipteren 2 Unterordnungen — Nematocera und Brachycera — zu unterscheiden.

Mir ist kein neuerer Autor bekannt, der die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen Nematocera und Brachycera ausdrücklich vertritt. Wohl in allen neueren — und auch in älteren — Stammbaumentwürfen sind einige Teilgruppen der Nematocera als nähere Verwandte der Brachycera, die „Nematocera" im ganzen also als paraphyletische Gruppe eingezeichnet. ROHDENDORF (1962, 1964) hat in seinem System der Dipteren den Namen „Nematocera" überhaupt aufgegeben. Da aber auch die „Brachycera" fehlen, die er ebenso wie andere Autoren als monophyletische Gruppe ansieht, so ergibt sich daraus kein eigentlicher Fortschritt im Sinne der phylogenetischen Systematik.

Verhältnismäßig deutlich lassen sich unter den „Nematocera" 4 engere monophyletische Gruppen erkennen:

Tipulomorpha (mit den Familien Trichoceridae, Cylindrotomidae, Limoniidae, Tipulidae)

Psychodomorpha (Familien Tanyderidae, Ptychopteridae, Psychodidae im weitesten Sinne; wahrscheinlich auch Blephariceridae und Deuterophlebiidae; möglicherweise Nymphomyiidae)

Culicomorpha (die beiden Familiengruppen Chironomidea — einschließlich Thaumaleidae — und Culicidea)

Bibionomorpha (Familienkreis der Pilz- und Gallmücken einschließlich Anisopodidae, Cramptonomyiidae, Bibionidae, Pachyneuridae und Perissommatidae)

Die Frage, die uns nun gestellt ist, lautet: Können für einige dieser Gruppen engere Verwandtschaftsbeziehungen zu den Brachycera festgestellt werden? In meiner Arbeit über Flügelgeäder und System der Dipteren (1954, p. 377) heißt es dazu: „Das einzige Merkmal im Flügelgeäder, das dafür sprechen könnte, daß die Brachycera nicht die Schwestergruppe aller Nematocera sind, ist die Rückbildung von 2a. Darin stimmen die Brachycera mit den Psychodiformia, Bibionomorpha und natürlich den Culiciformia überein. Aber es ist die Frage, ob es sich dabei um echte Synapomorphie handelt. Das Merkmal ist zu geringfügig, als daß man darauf weittragende Schlüsse aufbauen möchte."

Genauere Untersuchung zeigt jedoch, daß es sich keineswegs um ein „geringfügiges" Merkmal handelt, daß vielmehr die Rückbildung der 2. Analader mit einer tiefgreifenden Umbildung der Flügelbasis verbunden ist.

Die Entwicklung der Flügel bei den Dipteren läßt sich nur verstehen, wenn wir von den Mecoptera ausgehen. Im Vergleich zu dieser Gruppe (Abb. 1), die wahrscheinlich als Schwestergruppe der Diptera angesehen werden muß, zeigt der Vorderflügel der Dipteren die folgenden abgeleiteten Merkmale:

1. Der hintere, tiefliegende („konkave") Ast des Cubitus (cu_2 in der vorliegenden Arbeit) ist stark reduziert (schwach sklerotisiert bis faltenartig), eng an den vorderen („konvexen") Ast (cu_1) herangerückt. Er erreicht den Flügelrand niemals.

ROHDENDORF (1958/59) sieht im „Zusammenrücken der beiden kubitalen Adern" „das kennzeichnendste Flügelmerkmal eines primären Zweiflüglers". Die von den beiden nahe zusammengerückten Cubitus-Ästen gebildete „feste Längsfalte teilte die hintere Flügelpartie ab, die nun die Fähigkeit erwarb, beim Schwingen in einem Winkel zur restlichen Flügelspreite zu schwenken". Diese „wichtige evolutionäre Errungenschaft" war nach ROHDENDORF ihrerseits „durch die Vervollkommnung des Fluges, nämlich eine erhöhte Schwingfrequenz, bedingt". „Während des Flügelschlages spielte nunmehr die schwenkende hintere Partie der Spreite eine wichtige aerodynamische Rolle. Dieses erwies sich als ein wesentlicher Vorzug gegenüber den harten atavistischen Flügelformen der Paratrichoptera und anderer Mecopteroidea . . ."

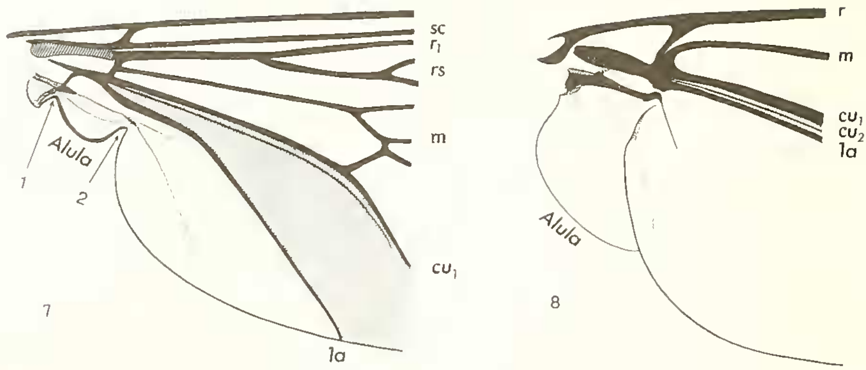


Abb. 7—8. Basalabschnitte der Flügel von *Anisopus* spec. (7: Bibionomorpha) und *Philopota* spec. (8: Brachycera, Acroceridae). Über die Bedeutung der Pfeile 1 und 2 vgl. die Erklärung zu den Abb. 1—6.

Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß ROHDENDORF damit die funktionelle Bedeutung eines Merkmales erkannt hat, das bisher in der Kennzeichnung der Dipteren nur eine formale Rolle gespielt hat. Zugleich scheint es mir, daß die beschriebene Besonderheit des Dipterenflügels eng mit der folgenden zusammenhängt.

2. Die 3 Analadern sind auf 2 reduziert.

In welcher Weise die 3. (hintere) Analader reduziert wurde, ist nicht mit Sicherheit auszumachen. Einiges spricht dafür, daß sie mit dem Flügelrande verschmolzen ist: Bei den Mecoptera (Abb. 1) entspringen die 3 Analadern aus einer Wurzel. Das scheint noch für die beiden erhaltenen Analadern der Trichoceridae (Abb. 2) und anderer Tipulomorphen zu gelten. Es ist möglich, daß ein vom gleichen Punkte ausgehender sklerotisierter Trakt, der dann zunächst an der Grenze zwischen dem Flügelschüppchen und dem eigentlichen Flügel entlang läuft, schließlich am Hinterrande des Flügels entlang zieht und mit der 2. Analader durch eine queraderartige Sklerotisierung in Verbindung steht, als Rudiment der 3. Analader zu deuten ist. Die Frage ist aber für uns ohne wesentliche Bedeutung und braucht deshalb hier nicht weiter verfolgt zu werden.

3. Die Flügelbasis ist stark verschmälert. Ihre schmalste Stelle liegt an der Grenze zwischen dem Flügelschüppchen und dem eigentlichen Flügel oder ein wenig distad dieser Grenze: dort wo die queraderartige Verbindung zwischen dem Flügelhinterrande und der 2. Analader liegt. Von da ab wird der Flügel ganz allmählich breiter.

Es ist vielleicht nicht überflüssig, darauf hinzuweisen, daß in der Benennung des Flügelschüppchens (links vom unbenannten Pfeil in Abb. 1 und 2) erhebliche Verwirrung herrscht (siehe CRAMPTON 1942). Das Flügelschüppchen ist offenbar der seit MARTYNOV so genannten „Neala" homolog, die als abgeleitetes Merkmal zum Grundplan der Neoptera gehört und von da in den Grundplan der Dipteren übernommen worden ist. Im Gegensatz dazu sind das „Thoraxschüppchen" und die weiter unten noch genauer zu besprechende „Alula" Neubildungen der Dipteren, die noch nicht zum Grundplan dieser Gruppe gehören.

Die 3 beschriebenen Merkmale sind in ihrer ursprünglichen Form nur bei den Tipulomorpha vorhanden (Abb. 2). Bei allen anderen Dipteren (Psychodomorpha, Culicomorpha, Bibionomorpha, Brachycera) ist der Flügel mindestens in einem Punkte weitergebildet:

Am hinteren Flügelrande ist ein tiefer Einschnitt entstanden, der — etwa gegenüber der Humeralquerader des Vorderrandes — einen schmalen Flügelstiel von der Flügelspreite trennt. Die 2. Analader ist reduziert; sie reicht — soweit sie überhaupt vorhanden ist — nicht oder kaum über den beschriebenen Einschnitt hinaus.

ROHDENDORF hat (1958/59; nach einem Zitat in dieser Arbeit aber bereits 1949 in russischer Sprache) den Flügelstiel als „Basiala“ bezeichnet, und er sieht in der Differenzierung der beiden Flügelregionen Basiala und Flügelspreite ein allgemeines Charakteristikum des Dipterenflügels. Der als Basiala bezeichnete „Teil des Flügels erfährt die größte mechanische Belastung. Er stellt einen eigenartigen Übertragungsmechanismus dar, der die Anstrengungen des Muskelapparates an die Flügelspreite weitergibt ... Zu einem besonderen Gebilde entwickelt sich die Basiala nur bei Insekten, die über einen aktiven und intensiven Flug verfügen, also auch bei den „Zweiflüglern“ (ROHDENDORF 1958/59, p. 99).

Diese Erkenntnisse ROHDENDORFS sind zweifellos richtig und wichtig. Man muß sie aber ergänzen durch die Feststellung, daß eine eigentliche „Basiala“ bei den Tipulomorpha noch nicht vorhanden ist. Hier (Abb. 2) kann man von einer „Basiala“ nur dann sprechen, wenn man den basalen Flügelbezirk, der sich bei allen anderen Dipteren zur Basiala weiterentwickelt hat, gleichsam vorausschauend schon mit diesem Namen belegt. Aber eine Differenzierung zwischen den beiden Flügelregionen Basiala und Flügelspreite ist bei den Tipulomorpha noch nicht vorhanden: beide gehen ohne Grenze ineinander über.

Die Herausbildung einer scharfen Grenze zwischen Basiala und Flügelspreite bei der Mehrzahl der Dipteren prägt sich auch in einem anderen Merkmal aus: Während bei den Tipulomorpha die Media an der Basis nur mit cu verbunden ist (beide Längsadern entspringen aus einem gemeinsamen Stamm) besteht bei allen anderen Dipteren auch eine queraderartige Verbindung zum Radius, die anscheinend durch Sklerotisierung einer Querfalte entstanden ist. SEGUY (1959) nennt diese Verbindung „Arculus“, ROHDENDORF „Phragma“. Beide Bezeichnungen sind nicht übermäßig glücklich, weil sie auch für ganz andere, nicht homologe Strukturen verwendet worden sind.

Die Frage, wie eng die Herausbildung eines „Phragmas“ mit der Differenzierung zwischen Flügelstiel und Flügelspreite zusammenhängt, ist noch nicht geklärt. Sie bedarf weiterer sorgfältiger vergleichender Untersuchungen.

Bei vielen Tipuloidea ist in der Region, in der sich bei anderen Dipteren das „Phragma“ entwickelt, eine ausgeprägte Falte vorhanden. Diese Falte bildet eine Querverbindung zwischen r und cu, und an ihr endet (bzw. beginnt) der Stamm von m. ALEXANDER zeichnet in seinen Abbildungen von Flügeln verschiedener Tipuloidea an Stelle dieser Falte oft eine durchgehende Querader. In mehreren solchen Fällen konnte ich feststellen, daß der obere Teil dieser „Querader“ — zwischen m und r — tatsächlich nur eine Falte ist. Auf der anderen Seite aber ist es fraglich, ob eine wirkliche Querader, ein echtes „Phragma“ schon für den Grundplan aller nicht zu den Tipulomorpha gehörenden Dipteren anzunehmen ist. Man muß, mindestens zunächst noch, mit der Möglichkeit rechnen, daß ein echtes „Phragma“ im Sinne von ROHDENDORF als sklerotisierte Querader bei den Dipteren — vielleicht auch bei einigen Tipulomorpha — mehrfach durch Konvergenz entstanden ist. Auch Rückentwicklungen — Rückbildungen der sklerotisierten „Querader“ zu einer bloßen Membranfalte — müssen in Betracht gezogen werden.

Wie dem auch sei: auf jeden Fall bilden bei vielen Dipteren, bei denen eine Differenzierung zwischen Flügelstiel („Basiala“) und Flügelspreite stattgefunden hat, Humeralquerader — Phragma — die an das Phragma anschließende basale Verbindung zwischen m und cu — das Ende der 2. Analader (2a) und der Einschnitt am Hinterrande des Flügels (in den Abbildungen durch Pfeil Nr. 2 bezeichnet) eine Linie oder Zone, die als Grenze zwischen Basiala und Flügelspreite anzusehen ist.

Wir können uns demnach von den ersten Entwicklungsschritten des Flügels bei den Dipteren etwa folgende Vorstellungen machen:

In der Stammgruppe der Dipteren kam es, nach der Abtrennung von den Vorfahren, die sie mit den Mecoptera teilt, zur Reduktion der Hinterflügel (Halterenbildung) und zur Übernahme der Flugfunktionen durch die Vorderflügel allein. Darüber hinaus wurde — nach ROHDENDORF im Zusammenhange mit einer Erhöhung der Schlagfrequenz — die Übertragung der Muskelkraft auf den vorderen Teil des Flügels konzentriert. Der hintere Teil des Flügels erhielt — immer nach ROHDENDORF — durch Reduktion von cu_2 und Heranrücken dieser Ader an cu_1 die Fähigkeit, dem erhöhten Luftwiderstand passiv auszuweichen. Die Übertragung der Muskelkraft auf den vorderen Teil des Flügels wurde durch eine Verschmälerung der Flügelbasis auf dem Wege über die Reduktion ihrer hinteren Region unterstützt: Damit im Zusammenhange steht die Reduktion der 3. Analader (bzw. deren Verschmelzen mit dem Hinterrande des Flügels?).

Bis dahin war die Entwicklung bei den letzten gemeinsamen Vorfahren der rezenten Dipteren gediehen, und die rezenten Tipulomorpha sind im Grundplan noch nicht darüber hinausgelangt (Abb. 2).

Ein weiterer Schritt auf dem vorgezeichneten Wege war die stärkere Differenzierung zwischen der bereits verschmälerten Flügelbasis, die zur eigentlichen „Basiala" wurde, und der Flügelspreite durch einen Einschnitt am hinteren Flügelrande, Reduktion auch der 2. Analader und Herausbildung des „Phragma". Dieser Zustand ist als Grundplan oder Ausgangspunkt für alle anderen, nicht zu den Tipulomorpha gehörenden Dipteren anzunehmen (für die Herausbildung des „Phragmas" mit den soeben erörterten Einschränkungen).

Wenn diese Vorstellungen richtig sind, dann liegt die Annahme nahe, daß wir zwischen den Tipulomorpha und allen anderen Dipteren ein Schwestergruppenverhältnis anzunehmen haben. Um diesen Verdacht zu prüfen, hätten wir zu beweisen, daß erstens die Tipulomorpha eine monophyletische Gruppe sind und daß zweitens alle übrigen Dipteren, die wir im folgenden kurz Oligoneura (= Psychodomorpha + Culicomorpha + Bibionomorpha + Brachycera) nennen wollen, ebenfalls als eine solche anzusehen sind. Das müßte dadurch geschehen, daß wir den Verdacht entkräften, die beschriebenen Flügelmerkmale der Oligoneura könnten bei dieser Gruppe mehrfach unabhängig durch Konvergenz entstanden sein, und daß wir womöglich weitere abgeleitete Merkmale nachweisen, die unabhängig vom Bau der Flügel sind.

Die Monophylie der T i p u l o m o r p h a zu begründen, ist nicht schwer. Als abgeleitete Grundplanmerkmale wären unter anderen zu nennen:
Die Einmündung von r_1 in r_2: der vorderste Ast des Radialsektors ist niemals frei.
Die Mandibeln der Imagines sind reduziert.
Bei den Larven sind höchstens (im Grundplan: Trichoceridae) 2 Stigmenpaare erhalten (Larven amphipneustisch; meist sogar metapneustisch).

Sicherlich ist auch die Verlängerung und Verschmälerung des Flügels als abgeleitetes Merkmal zu werten. Mit ihm hängt wohl schon die Verschmelzung des r_2 mit r_1 zusammen. Weiterhin sind bei den Tipulomorpha viele Verzweigungsstellen der Längsadern, die Mündungen aller Längsadern (mit Ausnahme der 2a im Grundplan) und die merklich verkleinerte Diskalzelle in die Distalhälfte des Flügels verlagert. Die sehr häufige — aber mehrmals unabhängig entstandene — Verschiebung des Ursprunges von r_{2+3} auf r_4 entspricht der gleichen allgemeinen Tendenz zur Verschiebung wichtiger Elemente des Geäders in Richtung nach der Flügelspitze.

Eine vergleichbare Verlängerung und Verschmälerung des Flügels geht bei vielen Dipteren, und auch bei anderen Insektengruppen (z. B. Odonata), mit einer gewissen Verlängerung des Abdomens parallel. Selbst in ein und derselben Dipterenfamilie, wie bei den Conopidae, kann man beobachten, daß die Formen mit langem, gestielten Abdomen lange und schmale Flügel, die plumpen Arten mit kurzem und gedrungenem Abdomen breite Flügel besitzen. Sicherlich dürfen wir für den Grundplan der Dipte-

ren ein so kurzes und gedrungenes Abdomen, wie es viele Brachycera besitzen, nicht annehmen. Das Abdomen dürfte im Grundplan aber auch nicht so lang und schlank gewesen sein wie bei den Tipulomorpha. Dafür spricht, daß sich die Herausbildung einer besonders schlanken Körpergestalt in der Verlängerung der Beine widerspiegelt. Auch ROHDENDORF (1958/59, p. 443) bezeichnet die Beine der „Tipuloidea“ als „eigenartig spezialisierte Extremitätenformen ..., die über eine hohe Haftfähigkeit und gleichzeitig über eine deutlich beschränkte Lauffähigkeit verfügen“. Offenbar hängt mit der Entwicklung dieser Art von Beinen auch der Verlust des Tergalen Depressormuskels des Trochanters (TDT-Muskel: SMART 1959) im Mesothorax zusammen: Nach GRANT (1960) ist das ein Starter-Muskel, der bei allen Dipteren vorhanden ist, die zum Fluge mit einem Sprung starten. Er fehlt bei allen langbeinigen „Nematoceren“, wie bei den Tipulomorpha, die beim Abfluge bestimmt nicht springen. Vorhanden ist der TDT-Muskel nach SMART bei einigen Psychodomorpha, Culicomorpha und Bibionomorpha, anscheinend aber niemals bei Tipulomorpha.

SMART, dessen Muskeluntersuchungen zweifellos höchst verdienstvoll sind, zieht aus der Verteilung des TDT-Muskels ganz unmögliche Schlüsse:

„In the Nematocera the loss of the TDT-muscle is probably of ancient date. It is possible that the group lacking the TDT muscle is monophyletic, i. e. originating from ancestors possessing a CS muscle [= Coxosubalar-Muskel] but which lost the TDT muscle. The nematocerous families in group I of Table 4 [das sind die Familien Simuliidae, Sciaridae und Psychodidae einschließlich *Nemopalpus*] are probably representative of the ancient original Diptera stock possessing both the CS muscle and the TDT muscle. Further comparative studies may confirm the singularity of the Diptera comprised in group I of Table 4 and convince dipterists that they do in fact represent, albeit in a much modified form, the ancestors of the Diptera. If this happens, then it may be necessary to detach them from the Nematocera and set them apart as a new suborder of Diptera“ (p. 359—360).

Abgesehen davon, daß eine Gruppe (“group I of Table 4“) auf Grund ursprünglicher Merkmale (Vorhandensein des TDT-Muskels und CS-Muskels) nicht zu einer neuen Subordnung des Systems gemacht werden könnte, spricht alles dagegen, daß das Fehlen des TDT-Muskels als ein synapomorphes Merkmal derjenigen Gruppen angesehen werden darf, die ihn nicht besitzen. Der Muskel muß in der Geschichte der Dipteren ziemlich oft unabhängig reduziert worden sein. Das besagt aber nicht, daß dies auch für die Tipulomorpha gelten muß. Für sich allein könnte das Fehlen besagten Muskels nicht für die Monophylie der Tipulomorpha sprechen. In Verbindung mit der Tatsache, daß auch andere Merkmale für die Monophylie sprechen, gewinnt aber auch das Fehlen des TDT-Muskels Bedeutung.

Einen besonderen Aspekt gewinnt das Vorkommen oder Fehlen des TDT-Muskels durch die neueren Befunde der Physiologen (allgemein-verständliche Darstellung und Literatur bei NACHTIGALL 1968), nach denen dieser Muskel auch zum „Anwerfen“ des Flugmotors (das sind die indirekten Flugmuskeln) dienen soll. Die indirekten Flugmuskeln erhalten ihren Auftrag zur alternierenden Kontraktion nicht durch Impulse vom Gehirn, sondern durch mechanische Stimuli, deren erster vom TDT-Muskel ausgehen soll. Diese Befunde, die an Calyptraten gewonnen wurden, können aber nicht für alle Dipteren (die doch alle mit Hilfe der indirekten Flugmuskulatur fliegen) gelten, da der TDT-Muskel bei sehr vielen fehlt. Nach SMART (1959) fehlt er z. B. auch bei *Glossina* und *Gasterophilus*, also bei Gattungen, die mit den Versuchstieren der Physiologen sehr nahe verwandt sind.

Für die mutmaßliche Schwestergruppe der Tipulomorpha, die wir Oligoneura nennen wollen, wurde als abgeleitetes Merkmal die Herausbildung einer differenzierten Basiala schon genannt. Ehe wir dieses Merkmal prüfen, soll aber der Frage nachgegangen werden, ob wir für die Oligoneura noch andere abgeleitete Merkmale anführen können.

Hier wäre vielleicht die Scutalnaht (Mesonotalnaht) zu nennen. Nur bei den Tipulomorpha ist das eine durchgehende Naht, deren beide Schenkel nach hinten gerichtet sind und sich in einer Spitze treffen („V-Naht“). HENDEL (1936-1938) scheint darin

die ursprünglichste Ausbildungsform der Naht zu sehen: „Bei der weiteren Stammes-Entwicklung wird die „Quernaht“ in der Mitte unterbrochen, so daß nur die seitlichen Äste vor der Flügelwurzel sichtbar bleiben“ (p. 1750).

Wenn diese Ansicht richtig ist, dann hätten wir in der Reduktion der Mesonotalnaht (Scutalnaht) auf ihre seitlichen Äste ein vom Flügelbau unabhängiges abgeleitetes Merkmal der Oligoneura. Leider wissen wir über die Funktion der Mesonotalnaht nichts, und weder Crampton noch Snodgrass oder Weber äußern sich zu dieser Frage. Durch sorgfältige Untersuchungen müßte sie aber zu klären sein.

Wenn die Darstellung Cramptons (1942) richtig ist, dann wäre vielleicht auch im Praetarsus der Oligoneura ein abgeleitetes Merkmal zu finden. Nach de Meijere (1901) scheint es nämlich, als ob nur bei den Tipulomorpha ein Arolium (wie anscheinend bei den Mecoptera, obwohl hier manchmal von einem Empodium gesprochen wird) vorhanden sei. Bei allen übrigen Dipteren (Oligoneura; Crampton nennt in diesem Zusammenhange ausdrücklich auch die Ptychopteridae) sei das Arolium ersetzt durch ein — borsten- oder lappenförmiges — Empodium, das als Anhang auf der Ventralseite des Aroliums entsteht.[1] Pulvillen scheinen zunächst, im Grundplan der Oligoneura (bei den Psychodomorpha) ebensowenig vorhanden zu sein wie bei den Tipulomorpha. Sie treten anscheinend erst bei den Culicomorpha, Bibionomorpha und Brachycera auf und sprechen möglicherweise für die nahe Verwandtschaft dieser 3 Gruppen.

Die Frage, ob wir bei den Oligoneura in der teilweisen Reduktion der Mesonotalnaht und im Ersatz des Aroliums durch ein Empodium 2 abgeleitete Merkmale anzunehmen haben, läßt sich bisher also noch nicht ganz eindeutig beantworten.

Die Frage, ob die Herausbildung einer von der Flügelspreite deutlich differenzierten Basiala bei den Dipteren mehrfach entstanden ist, läßt sich meiner Ansicht nach mit ziemlich großer Wahrscheinlichkeit verneinen.

Der von Rohdendorf (1962) entworfene Stammbaum der Dipteren widerspricht allerdings dieser Ansicht. Wenn er richtig wäre, und wenn zugleich unsere Annahme zutrifft, daß die Tipulomorpha (in der S. 3 skizzierten Umgrenzung, nicht in dem Sinne, den Rohdendorf mit diesem Namen verbindet!) im Bau der Flügelbasis relativ ursprüngliche Verhältnisse bewahrt haben, dann müßte eine Differenzierung des Flügels in Basiala und Spreite, so wie sie oben beschrieben wurde, mindestens 4 mal unabhängig entstanden sein. Das ist, wie noch gezeigt werden soll, durchaus unwahrscheinlich. Rohdendorf hat zur Begründung seines Stammbaumes keine im Sinne der Stammbaumforschung (oder der phylogenetischen Systematik, was letzten Endes dasselbe bedeutet) gültigen Argumente beigebracht. Obwohl er zum Verständnis des Flügelbaues Entscheidendes beigetragen hat (siehe oben S. 3), hat er den wichtigen Entwicklungsschritt, der zwischen den Tipulomorpha und allen übrigen Dipteren liegt, nicht richtig erkannt. Das wäre aber Voraussetzung dafür, daß die Frage, ob er ein oder mehrere Male getan wurde, überhaupt gestellt werden kann.

Rohdendorf subsumiert unter der Bezeichnung „primitiver (tipuloider) Zugtyp“ die Tipuloidea (= Tipulomorpha in unserem Sinne), Liriopeoidea (= Psychodomorpha), Pachyneuroidea (eine Gruppe, die wahrscheinlich zu den Bibionomorpha gehört, siehe unten) und die Nemopalpidae (eine Teilgruppe der Psychodidae s. l.). Die Übereinstimmung dieser Gruppen beruht indessen auf Konvergenz. Genauer gesagt: nur bei den „Tipuloidea“ fehlt die Differenzierung zwischen Basiala und Flügelspreite primär. Bei allen anderen genannten Gruppen ist sie sekundär verlorengegangen. Dafür spricht unter anderem (!) die Tatsache, daß die Reduktion der 2. Analader, die mit der Differenzierung der Basiala verbunden war, nicht wieder rückgängig gemacht wurde.

---

[1] De Meijere nennt das bei den Tipulomorpha vorhandene Gebilde nicht Arolium, sondern „Empodium“, während er den bei allen anderen Dipteren (den Oligoneura im Sinne der vorliegenden Darstellung) ventral von diesem entstehenden Anhang als „Sohlenbläschen“ (Processus oder Lobus plantaris) bezeichnet. Im folgenden verwende ich die Terminologie Crampton's.

Auf den ersten Blick scheint dieser Auffassung zu widersprechen, daß die 2. Analader bei den „Oligoneura“ eine sehr verschiedene Länge zu haben scheint. Man könnte darin einen Hinweis auf die wiederholte unabhängige Reduktion dieser Ader und entsprechend die wiederholte unabhängige Entstehung der Basiala sehen. In Wirklichkeit ist die scheinbar so verschiedene Länge der 2. Analader weitgehend Täuschung: Die 2. Analader ist bei allen „Oligoneura“ rudimentär und viel schwächer ausgebildet als die 1. Analader. Sie reicht niemals in die Flügelspreite hinein. Das gilt selbst und gerade für diejenigen Gruppen, bei denen der Einschnitt, der am Hinterrande ursprünglich Basiala und Flügelspreite trennte, sekundär verloren gegangen ist (wie z. B. bei den Ptychopteridae, Abb. 3). In zahlreichen in der Literatur verbreiteten Abbildungen (auch solchen in meinen eigenen früheren Arbeiten) ist das allerdings anders dargestellt. Hier erreicht die „2. Analader“ manchmal fast den Hinterrand des Flügels. Besonders deutlich ist das in einer Abbildung Enderleins (1936) von *Anopheles*, wo sie (als „ax“ bezeichnet) ebenso lang und ebenso kräftig gezeichnet ist wie die 1. Analader. In Wirklichkeit ist aber gerade bei den Culicidae deutlich, daß es sich bei den vermeintlichen ausgedehnten Rudimenten der 2. Analader in der Flügelspreite nur um Falten handelt. Der Hinterrand der „Basiala“ ist hier etwas vorgewölbt, so daß eine schwach vorspringende „Alula“ entsteht. An der Stelle, wo diese „Alula“ mit dem Hinterrande der Flügelspreite zusammentrifft, ist eine Art Höcker vorhanden, und dieser Höcker ist Ausgangspunkt einer „Faltenschar“, die in die sonst ebene Fläche des Anallappens der Flügelspreite zieht. Bei *Culiseta* und anderen Culicidae sind deutlich 3 solche Falten erkennbar (Abb. 5). In anderen Fällen sind es nur 2 (Abb. 6). Gelegentlich ist eine dieser Falten etwas dunkler gefärbt als ihre Umgebung. Es handelt sich dabei aber meiner Überzeugung nach nur um eine ähnliche (aber lange nicht so auffällige) Erscheinung wie bei der Sklerotisierung einer Querfalte der Flügelfläche zum „Phragma“ (siehe oben). Mit der 2. Analader haben alle diese Falten nichts zu tun. Sie sind die Folge von Spannungen, die im Bereiche des Anallappens im Zusammenhange mit der Ausbildung einer Alula entstehen. Deshalb fehlen sie auch bei den Blephariceridae und Tanyderidae, bei denen eine Alula primär fehlt.

Eine sehr stark entwickelte Alula ist am Hinterrande der Basiala namentlich bei den Brachycera weit verbreitet (Abb. 8). Ich habe bisher in der Literatur noch keine Hypothese über die Funktion der Alula gefunden. Es will mir scheinen, als wäre sie in einer sekundären Verbreiterung der Flügelbasis zu suchen. Bei den Formen, bei denen sich die Differenzierung zwischen Basiala und Flügelspalte zuerst herausbildete, bestand offenbar ein recht starker Gegensatz zwischen dem schmalen Flügelstiel und der viel breiteren Flügelspreite (Abb. 4). Das mag sich, besonders bei Formen mit gedrungenem Körperbau als ungünstig erwiesen haben. Durch die Entwicklung der Alula wurde dann sekundär wieder eine Verbreiterung der Flügelbasis erreicht ohne daß deswegen die Konzentration der Kraftübertragung im Flügelstiel wieder aufgehoben zu werden brauchte.

Wir hätten dann bei den Dipteren eine ähnliche Entwicklung wie sie von den Odonaten bekannt ist: Ausgangsformen waren in beiden Fällen Formen mit breiter Flügelbasis (paläozoische Odonata; die mecopterenartigen Vorfahren der Diptera). Zweite Stufe war die Herausbildung eines Flügelstieles (bei den Odonata: Zygoptera; bei den Dipteren: ursprüngliche Oligoneura, eingeleitet war hier der Prozeß aber schon bei den Tipulomorpha). Schließlich sekundäre Verbreiterung der Flügelbasis (bei den Odonata: Anisoptera; bei den Diptera in verschiedenen Gruppen unabhängig durch Entwicklung der Alula).

Mit der Entwicklung einer sehr großen Alula (Abb. 8) dürfte das Rudiment der 2. Analader, das im Bereiche der Basiala noch erhalten war, eine neue Bedeutung bekommen haben. Jedenfalls liegt bei allen Formen mit stark entwickelter Alula an deren

Basis ein stark sklerotisierter Längsbalken, der wohl sicher mindestens zum Teil durch eine sekundäre Verstärkung der 2. Analader zur Stützung der Alula entstanden ist (Abb. 8 und z. B. Abb. 185-193 und andere bei HENNIG 1954).

Diese Tatsachen und Überlegungen zeigen, daß keine Notwendigkeit besteht, Formen mit einer stark entwickelten „2. Analader" an der Basis der Alula von Vorfahren abzuleiten, bei denen diese Ader besser entwickelt war als etwa bei den unmittelbaren Vorfahren der Psychodomorpha und Culicomorpha.

Eine gewisse Bedeutung hat die Tatsache, daß zur sekundären Verbreiterung der Flügelbasis am Hinterrande der Basiala ein gesonderter, von der Flügelspreite getrennter und daher selbständig beweglicher Lappen (eben die Alula) entstand, wahrscheinlich für die Ruhehaltung der Flügel: Bei den Brachycera, die ihre Flügel in der Ruhe flach über dem Abdomen zusammenlegen, sieht man die Alula — sofern sie vorhanden ist — zu beiden Seiten des Scutellums senkrecht zur übrigen Flügelfläche nach oben gerichtet liegen. Wäre der Flügel bis zur Basis gleichmäßig, ohne Einschnitt, verbreitert, dann wäre eine solche Ruhelage der Flügel flach auf dem Abdomen wegen des Scutellums nicht möglich.

Die Alula kann zweifellos auch sekundär wieder zurückgebildet werden. Dann geht, auch bei vielen Brachyceren, der Flügelstiel am Hinterrande ganz allmählich, ohne Einschnitt oder Absatz, in die Flügelspreite über.

Die Erkenntnis, daß die Alula nicht zum Grundplan der Diptera und auch nicht zu dem der Oligoneura gehört, zwingt uns, in Zukunft kritischer als bisher in jedem Einzelfalle die Frage zu untersuchen, ob das Fehlen oder die geringe Ausbildung der Alula hier ein ursprüngliches oder abgeleitetes Merkmal ist.

Leider ist die weitere Entwicklung der Flügel bei den Oligoneura — abgesehen von einigen sehr allgemeinen Zügen — noch nicht sehr klar. ROHDENDORF (1958/59) sieht hier 2 Tendenzen im Widerstreit: die Tendenz zur Erzielung einer großen Zugkraft (erreicht durch Verlängerung der Flügel) und die zur Vergrößerung der Hubkraft (erzielt durch Beschleunigung der Flügelschläge und Verbreiterung der Flügelspreite). Es ist aber, wenigstens für mich, nicht überall deutlich, wie sich der Kampf zwischen diesen einander widerstrebenden Tendenzen und die Interferenz weiterer Faktoren, von denen es zweifellos zahlreiche gibt, in den nicht weniger als 16 Funktionstypen und 50 Subtypen des Flügelbaues widerspiegelt, die ROHDENDORF unterscheidet. Viele der Typengrenzen gehen mitten durch offensichtlich monophyletische Gruppen hindurch. Das ist an sich durchaus legitim; denn sicherlich kann sich ein und derselbe Funktionstypus unabhängig und polyphyletisch in den verschiedensten Verwandtschaftsgruppen entwickelt haben. Aber bei so ausgebreiteten Typenschemata liegt, zumal wenn man bei der Beurteilung der Faktoren, von denen die Funktion eines Organes abhängt, auf Vermutungen angewiesen ist, immer die Gefahr nahe, daß man bedenklich in die Nähe der idealistischen Morphologie alten Stiles gerät. Dieser Gefahr ist meines Erachtens auch ROHDENDORFS Schema nicht entgangen, und vielleicht kann man zu ihm dasselbe sagen, was ich gegen HERTINGS Schema der Legrohrtypen vorgebracht habe: Legt man andere „Typenmerkmale" zugrunde, dann kommt man zu einer Typeneinteilung, die sich besser mit dem System monophyletischer Gruppen deckt, ohne daß dadurch die Typen ihren Charakter als „Funktionstypen" zu verlieren brauchen.

2. Die Psychodomorpha. Flügelgeäder und Verwandtschaftsbeziehungen der Blephariceridae und Deuterophlebiidae

Während die Monophylie der Tipulomorpha, Culicomorpha, Bibionomorpha und Brachycera gut begründet erscheint, bestehen bei den Psychodomorpha noch erhebliche Unsicherheiten. Die Annahme, daß es sich auch bei ihnen um eine monophyletische

Gruppe handelt, beruht noch immer auf den von CRAMPTON (1926) angegebenen (auch in meiner Arbeit von 1954 und bei PEUS 1958 wiedergegebenen) Merkmalen:

1. Meralregion von der Mittelhüfte abgetrennt und mit dem unteren Teil des Mesepimers verschmolzen.
2. Abgliederung eines besonderen Sklerites („Subalifer") zwischen Anepisternum und Anepimerum im Mesothorax.
3. Metathorakal-Stigma der Halterenbasis sehr genähert.
4. Scutalnaht (Mesonotalnaht) median unvollständig.
5. Anepisternalnaht (= Sternopleuralnaht) unvollständig.

Das unter 4 genannte Merkmal ist nach dem, was oben gesagt wurde, für alle „Oligoneura" charakteristisch, kann also wohl die Annahme dieser Gruppe stützen (wenn es sich wirklich um ein abgeleitetes Merkmal handelt), nicht aber die Psychodomorpha als engere monophyletische Gruppe innerhalb der Oligoneura begründen helfen.

Ob die unter 3 und 5 genannten Merkmale wirklich für die Psychodomorpha charakteristisch sind, ist fraglich. In der Lage des Metatorakalstigmas kann ich keinen durchgreifenden und leicht feststellbaren Unterschied zu anderen Gruppen finden, und die Anepisternalnaht zeichnet CRAMPTON selbst bei *Tanyderus* (wiedergegeben bei PEUS 1958, Fig. 4) durchgehend! Der „Subalifer" wird bei CRAMPTON (1942) in seiner Übersicht über die Morphologie des Thorax der Dipteren überhaupt nicht angeführt.[2] Er ist — mehr eine unscharf begrenzte Region als ein besonderes Sklerit — zwar bei den Ptychopteridae deutlich, nach meinen Notizen aus Ottawa aber bei *Protoplasa* (Tanyderidae) nur schwach ausgeprägt und nicht deutlicher als ein möglicherweise entsprechender Pleuralbezirk bei manchen Blephariceridae.

So bleibt als einziges wirklich brauchbares abgeleitetes Merkmal nur die Verschmelzung des mesothorakalen Merons mit dem unteren Teil des Mesepimerons (Merkmal 1).

Von den Familien, die zu den Psychodomorpha gehören, sind die Psychodidae (im weitesten Sinne), die Ptychopteridae und die Tanyderidae je für sich genommen monophyletische Gruppen. Die Merkmale, auf denen sich diese Annahme für jede der 3 Gruppen stützt, brauche ich hier nicht zu wiederholen. ROHDENDORF (1962) unterscheidet anstelle der „Psychodidae" mehrere Familien. Man müßte dann diese Familiengruppe aber unter einem anderen Namen — z. B. als Superfam. Psychodoidea — zusammenfassen, um zum Ausdruck zu bringen, daß es sich tatsächlich um eine monophyletische Gruppe handelt.

Als 2. Superfam., Ptychopteroidea, wären dann die beiden Familien Tanyderidae und Ptychopteridae zusammenzufassen. Daß diese beiden Familien nahe miteinander verwandt sind, haben schon ältere Autoren, z. B. BEZZI und EDWARDS, angenommen. Ich selbst habe früher (1954) die 3 Familien Tanyderidae, Ptychopteridae und Psychodidae (= Psychodoidea) unverbunden nebeneinandergestellt aber schon bemerkt, daß die Reduktion der Diskalzelle bei den beiden zuletzt genannten Familien „wahrscheinlich als Konvergenz und nicht als echte Synapomorphie gedeutet werden muß". Inzwischen habe ich festgestellt, daß die Tanyderidae und Ptychopteridae offenbar in der Tarsenbildung der Männchen ein synapomorphes Merkmal besitzen (Abb. 10): Bei allen Beinpaaren kann das 5. Glied ventralwärts gegen das 4. eingeschlagen werden. Beide Glieder sind auf der Unterseite im wesentlichen nackt, aber das 5. trägt 2

[2] Wie ich nachträglich sehe, ist der Subalifer im Text CRAMPTONS nur unter der Bezeichnung „sf" angeführt, für die nur in der Erklärung der Abkürzungen der volle Name „Subalifer" erscheint. CRAMPTON bildet einen Subalifer bei *Musca domestica* L. ab. Davon, daß dieser Sklerit für die Psychodomorpha charakteristisch sei, kann also nicht mehr die Rede sein.

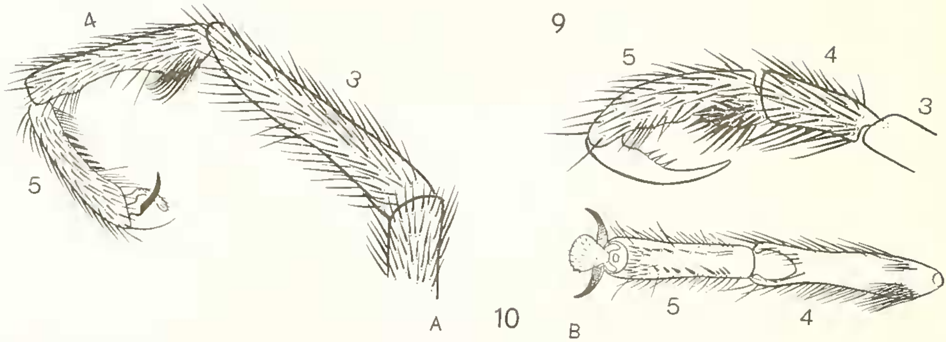


Abb. 9—10. Endglieder der Tarsen des Männchens von *Liponeura minor* Bisch. (9: Blephariceridae) und *Ptychoptera* spec. (10: Ptychopteridae, A: Seiten-, B: Ventralansicht).

seitliche ventrale Reihen kräftiger Dornen und das 4. besitzt an der Basis einen mit 2 dichten Borstenbüscheln besetzten Höcker (Abb. 10). Offenbar handelt es sich hier um eine Klammervorrichtung. Da die Ventralränder beider Glieder konkav sind, bleibt zwischen ihnen, auch wenn das 5. gegen das 4. eingeschlagen ist, ein offener Raum. Ich habe diese Einrichtung, die bei den Tanyderidae und Ptychopteridae identisch ist (abgesehen natürlich von möglichen Unterschieden in Einzelheiten) nirgends erwähnt gefunden. Auch Peus erwähnt in seinen Bearbeitungen (1958), die morphologische Einzelheiten sonst sehr sorgfältig berücksichtigen, nichts davon. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß diese Einrichtung den Männchen dazu dient, die Beine der Weibchen bei der Kopulation zu umklammern, und es wäre wichtig, diese Vermutung durch Beobachtungen der Kopulation auf ihre Richtigkeit hin zu prüfen.

Da eine identische Einrichtung bei anderen Dipteren nicht vorzukommen scheint, ist es sehr wahrscheinlich, daß sie als synapomorphes Merkmal der Tanyderidae und Ptychopteridae angesehen werden muß.

Besonders interessant ist, daß eine ähnliche Klammervorrichtung auch bei den Blephariceridae vorkommt (Abb. 9). Hier werden aber die vergrößerten Krallen gegen das 5. Tarsenglied eingeschlagen. Die Krallen sind auf der Ventralseite gezähnt (entsprechend den Dornenreihen am 4. Tarsenglied der Ptychopteroidea) und das 5. Tarsenglied trägt am proximalen Ende einen ähnlich stark beborsteten Höcker wie das 4. Tarsenglied der Ptychopteroidea. Auch dieses Merkmal der Blephariceridae finde ich in der Literatur nicht erwähnt. Ich habe es aber in Ottawa auch bei *Edwardsina* festgestellt und muß daher annehmen, daß es zum Grundplan der Blephariceridae gehört.[3]

Offenbar sind bei den Blephariceridae einerseits und bei den Ptychopteroidea (Tanyderidae, Ptychopteridae) andererseits analoge Hilfseinrichtungen für die Kopulation auf verschiedener morphologischer Grundlage unabhängig entstanden.

Im Bau der Flügel unterscheiden sich die beiden Familien der Ptychopteroidea stark voneinander. Rohdendorf (1958/59) stellt sie beide zum „primitiven (tipuloiden) Zugtyp" ebenso wie die Tipulomorpha. Für die Tanyderidae bedarf es keines besonderen Nachweises, daß die von Rohdendorf diesem tipuloiden Flügeltyp zugeschriebenen Merkmale nicht vorhanden sind: im Gegensatz zu den Tipulomorpha sind Basiala und Flügelspreite differenziert, die 2. Analader ist reduziert und das „Phragma" ist vorhanden (vgl. die Abb. 10-14 bei Peus 1958). Das Geäder der Flügelspreite ist bei den Tanyderidae allerdings ursprünglicher als bei allen anderen Dipteren (einschließlich Tipulomorpha).

[3] Inzwischen wurde dieses Merkmal von Zwick (1968) bei der Gattung *Dioptopsis* abgebildet.

Bei den Ptychopteridae erscheint die Übereinstimmung mit dem Flügel der Tipulomorpha viel größer: Der Flügel ist schmal und am Hinterrande befindet sich kein Einschnitt zwischen Stiel und Spreite. Daß es sich hier um eine sekundäre Erscheinung handelt, wird dadurch bewiesen, daß die 2. Analader fehlt und ein Phragma vorhanden ist (Abb. 3) wie bei allen anderen Oligoneura. Offenbar ist der Flügelbau der Ptychopteridae sekundär stark verändert (apomorph). Die Entwicklung hat hier teilweise eine Rückkehr zu den ursprünglichen Verhältnissen der Tipulomorpha geführt (Pseudoplesiomorphie der Ptychopteridae: Aufhebung des Unterschiedes zwischen Stiel und Spreite wenigstens im Umriß des Flügels). In anderen Merkmalen hat die Verschmälerung des Flügels bei den Tipulomorpha und Ptychopteridae aber auch zu einer Übereinstimmung in abgeleiteten Merkmalen geführt (echte Konvergenz: Einmündung von r_2 in r_1). Vielleicht ist es nicht ganz überflüssig, darauf hinzuweisen, daß die Übereinstimmung zwischen den Flügeln der Ptychopteridae und Tipulomorpha durch den Begriff der Konvergenz nur unvollkommen gedeckt wird: In wenigstens einem Merkmal hat die Entwicklung der beiden Gruppen von übereinstimmenden Ausgangszuständen (freie Mündung von r_2 in den Flügelrand) auf getrennten Wegen zu übereinstimmenden abgeleiteten Zuständen (Einmündung von r_2 in r_1) geführt. In anderen hat die eine Gruppe (Tipulomorpha) den ursprünglichen Zustand (ungebrochener Verlauf des Flügelrandes) beibehalten, während bei der anderen (Ptychopteridae) die Entwicklung von einem abweichenden Vorzustande (Einschnitt des Flügelhinterrandes zwischen Stiel und Spreite) zum letztlich ursprünglichen Zustande zurückgeführt hat. Die Merkmalsbewegung zur Übereinstimmung hin, die doch im Begriffe der Konvergenz liegt, hat hier nur bei einer Gruppe (Ptychopteridae), und im Sinne einer Rückläufigkeit der Entwicklung, stattgefunden.

Im Anschluß an die Ptychopteridae wären noch einige Familien zu nennen, die gelegentlich mit dieser Gruppe in Verbindung gebracht worden sind: Pachyneuridae, Axymyiidae und Perissommatidae.

Der Familienname Axymyiidae tritt nur bei ROHDENDORF (1958/59) unter dem „alten aderreichen (bibioniden) Hubtyp" auf. Vermutlich rechnete ROHDENDORF zu dieser Familie nur die Gattung *Axymyia*. Eine der beiden Arten dieser Gattung, die bisher nur aus Nordamerika bekannte Art *A. furcata McAtee*, scheint nach einer Abbildung ROHDENDORFS (p. 111, Abb. 28a) auch im paläarktischen Asien (Urschum, Geb. Kirow) vorzukommen.

In späteren Arbeiten ROHDENDORFS tritt weder der Gattungsname *Axymyia* noch der Familienname Axymyiidae auf. Ich nehme an, daß ROHDENDORF später mit EDWARDS in der Gattung *Axymyia* einen Vertreter der Familie Pachyneuridae sah. ROHDENDORF (1958/59) stellte die Gattung *Pachyneura* abweichend von *Axymyia* zum „primitiven (tipuloiden) Zugtyp", und in seinem Stammbaumentwurf von 1962 sind die Pachyneuridae als Schwestergruppe der Liriopeidae (= Ptychopteridae) eingezeichnet. Sie wären demnach mit diesen noch näher verwandt als die Tanyderidae. Ich bin überzeugt, daß diese Einordnung falsch ist. Im Flügelgeäder und auch in der sonstigen Gestalt der beiden Gattungen *Pachyneura* und *Axymyia* gibt es viele Züge, die auf die Bibionomorpha hinweisen (siehe z. B. EDWARDS (1928) und HENNIG (1954). EDWARDS schreibt den Pachyneuridae ein Empodium und 2 deutliche Pulvillen zu. In New York habe ich mich selbst überzeugt, daß Pulvillen auch bei *Axymyia* vorhanden sind. Wenn es zutrifft, daß Pulvillen den Tipulomorpha und den Psychodomorpha primär fehlen, dann würde schon dieses Merkmal die Pachyneuridae aus beiden Gruppen ausschließen.

Dasselbe gilt für die Perissommatidae, die ich mit COLLESS (1962) für nahe Verwandte der Pachyneuridae halte. Auch bei ihnen sind neben dem Empodium wohlentwickelte Pulvillen vorhanden. Zum Unterschiede von den Pachyneuridae ist bei den

Perissommatidae das Rudiment einer sehr kleinen Diskalzelle vorhanden. Das ist nicht ganz unwichtig, weil es zeigt, daß die Diskalzelle bei den Bibionomorpha anscheinend mehrmals unabhängig reduziert worden ist.

Beide Familien, Pachyneuridae und Perissommatidae, nehmen unter den Bibionomorpha insofern eine Sonderstellung ein, als nur bei ihnen der vordere Ast des Radialsektors gegabelt ist. Ich glaubte früher (1954), aus Erwägungen heraus, die nicht im einzelnen wiederholt zu werden brauchen, die beiden Äste als r_{2+3} und r_4 deuten zu müssen, bin aber heute überzeugt, daß diese Deutung ein Irrtum war. Aus dem Vergleich des Ursprungs der Äste des Radialsektors (vor oder hinter der r-m-Querader „ta") bei *Perissomma* und *Axymyia* mit bestimmten mesozoischen Bibionomorpha (*Protorhyphus;* siehe z. B. HENNIG 1954, Fig. 72, p. 291) ergibt sich wohl zweifellos, daß der vordere Hauptast bei *Perissomma* und *Axymyia* als r_{2+3} und seine Gabeläste entsprechend als r_2 und r_3 zu deuten sind.

ROHDENDORF (1962) sieht in den Perissommatidae die Schwestergruppe der Thaumaleidea („Orphnephilidae") und in beiden zusammengenommenen die Schwestergruppe der gesamten Tipulomorpha + Psychodomorpha + Culicomorpha. Dafür lassen sich keine Gründe beibringen. Die Thaumaleidae gehören für mich ohne jeden Zweifel zu den Culicomorpha, die Perissommatidae dagegen, wie gesagt, zu den Bibionomorpha.

Zu den Merkmalen, die für die Zugehörigkeit der Thaumaleidae zu den Culicomorpha sprechen, läßt sich ein neues hinzufügen: Nach CRAMPTON (1942) vereinigen sich bei den Culicomorpha (und anscheinend nur bei dieser Gruppe) 2 Fortsätze, die von den Laterocervikalia ausgehen, auf der Ventralseite des Halses zu einer bogenartigen Brücke. Dieses Merkmal ist (nach SCHLEE, mündlich) auch bei den von CRAMPTON nicht untersuchten Thaumaleidae vorhanden.

Während die Pachyneuridae und Perissommatidae danach wohl sicher nicht zu den Psychodomorpha gehören, ist diese Möglichkeit bei den Nymphomyiidae nicht auszuschließen. Nach der Beschreibung von TOKUNAGA (1935) besitzen die Nymphomyiidae zwar ein Empodium, aber keine Pulvillen. Das würde zu der Annahme einer näheren Verwandtschaft mit den Psychodidae, die ich früher einmal versuchsweise geäußert habe, durchaus passen. Die Pulvillen fehlen auch bei *Ipomyia bornemisszai* Colless, einer Art, die ihr Autor (1965) zwar zu den „Cecidomyiidae" stellt, bei der er aber auch Verwandtschaftsbeziehungen zu den Nymphomyiidae für möglich hält. Sicherlich können sowohl bei *Nymphomyia* wie bei *Ipomyia* die Pulvillen sekundär reduziert sein (wie das auch bei echten Gallmücken nach freundlicher Mitteilung von Herrn Dr. E. MÖHN oft vorkommt). Aber wenigstens bei *Nymphomyia* spricht entschieden gegen die Zugehörigkeit zu den Bibionomorpha die Tatsache, daß — nach der Darstellung von TOKUNAGA — der Flügelrand ringsherum gleichmäßig und ziemlich breit sklerotisiert ist. Das kommt bei den Bibionomorpha nicht vor und im besonderen ganz sicher nicht bei den Cecidomyiidae.

Auf eine nahe Verwandtschaft mit den Psychodidae könnte auch die ausgeprägte Ptilopterygie der Nymphomyiidae hinweisen. Eine deutliche Tendenz zur Herausbildung dieser charakteristischen Flügelform zeigen die Psychodidae, während bei anderen Dipteren, auch bei solchen von entsprechend geringer Körpergröße, nichts Ähnliches zu beobachten ist.

Tatsächliche Beziehungen zu den Psychodomorpha scheinen die Blephariceridae und Deuterophlebiidae zu haben. Früher habe ich auf Grund ziemlich unbestimmter Überlegungen, die ich heute nicht mehr als verbindlich anerkennen kann, die Blephariceridae zu den Culicomorpha (= Culiciformia) gestellt. Für die Verwandtschaft der Blephariceridae mit den Psychodomorpha spricht vor allem — und bis jetzt als einziges greifbares Merkmal, wenn man die allgemeine Übereinstimmung ihrer Flügelform mit derjenigen der Tanyderidae nicht als solches anerkennen will — die Verschmelzung des Merons der Mittelbeine mit dem unteren Teil der Pleura. Nach CRAMP-

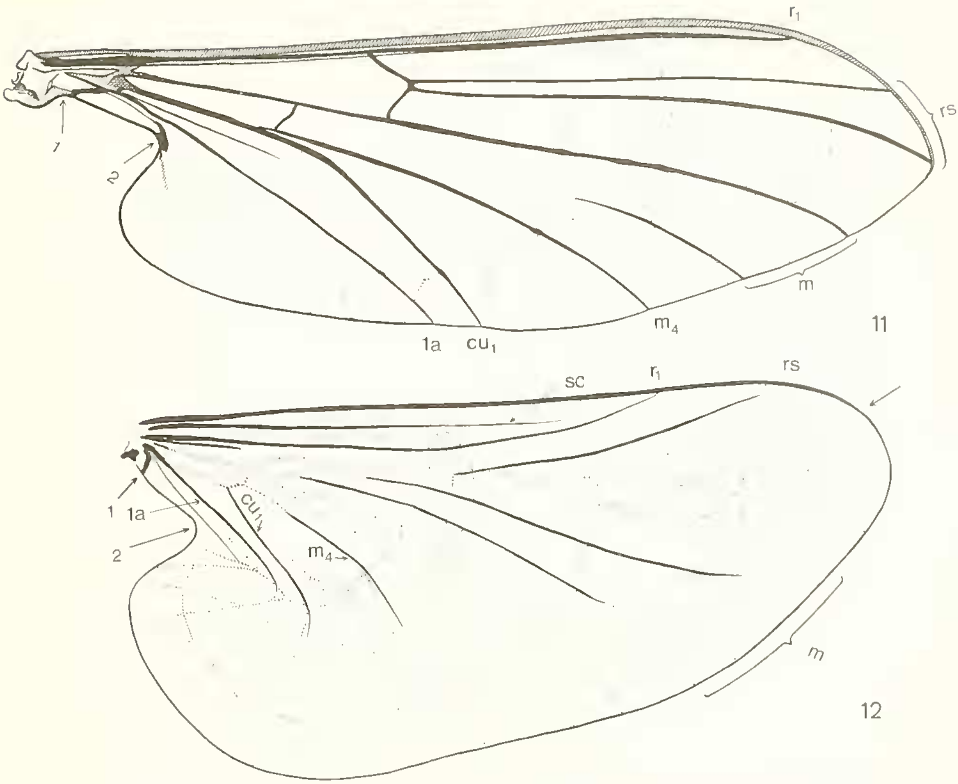


Abb. 11—12. Flügel von *Liponeura bilobata* Loew (11: Blephariceridae) und *Deuterophlebia* spec. (12: aus Sikkim). Der Pfeil an der Flügelspitze in Abb. 12 weist auf die Stelle hin, an der die Costa verblaßt.

TON (1926) besteht der Unterschied nur darin, daß bei den Blephariceridae das Meron nicht von der Coxa abgetrennt ist wie bei den eigentlichen Psychodomorpha. Ich selbst kann — bei allerdings nur sehr oberflächlicher Untersuchung — keinen deutlichen Unterschied etwa zwischen Blephariceridae und Tanyderidae erkennen. Wenn ein solcher aber in der von CRAMPTON angegebenen Form tatsächlich vorhanden sein sollte, dann könnte der bei den Blephariceridae (im Gegensatz zu den Culicomorpha!) verwirklichte Zustand doch wohl als 1. Stufe auf dem Wege gedeutet werden, den die Psychodomorpha s. str. bis zu Ende gegangen sind. Wenigstens die Verschmelzung des Merons mit der Pleura könnte dann als synapomorphe Übereinstimmung zwischen den Blephariceridae (+ Deuterophlebiidae) und den übrigen Psychodomorpha angesehen werden.

Als nahe oder nächste Verwandte der Blephariceridae gelten die Deuterophlebiidae. Zwischen beiden Familien bestehen allerdings recht erhebliche Unterschiede. Die Morphologie der Deuterophlebiidae ist von verschiedenen Autoren (siehe die Angaben bei ALEXANDER 1963) untersucht worden. Für die Feststellung der Verwandtschaftsbeziehungen werden sich die Befunde aber erst wirklich fruchtbar machen lassen, wenn die Grundplanmerkmale der Psychodomorpha, einschließlich der Blephariceridae, viel genauer herausgearbeitet sind als das bis jetzt der Fall ist.

Ein besonderes Problem bildet das Flügelgeäder. LINDNER (1930) zitiert nach EDWARDS, der die Familie zuerst beschrieb: „Von wirklichen Adern ist kaum etwas vorhanden, dafür finden sich kunstvoll entwickelte sekundäre Falten, mit Querfalten, welche konzentrische Linien bilden" und ALEXANDER (1963) schreibt: „In venation,

especially, they [d. h. die Deuterophlebiidae] present characters that are virtually impossible to reconcile with the arrangement of veins in other Dipterous families, and no attempt is made here to correlate these structures with those of other Nematocera".

Der einzige Autor, der einen gewissen Versuch gemacht hat, das Flügelgeäder der Deuterophlebiidae zu deuten, ist meines Wissens KITAKAMI (1938). Er beschreibt im Text seiner Arbeit Subcosta (frei in die Flügelfläche endend), Radius, Radialsektor, Media (den Flügelrand nicht erreichend), Cubitus und Analader (nur an der Basis erhalten), gibt aber nichts über die Zahl der Äste an, mit denen die genannten Längsadern erhalten sind. In seiner Abbildung sind keine Bezeichnungen für die im Text erwähnten Adern eingesetzt, und es ist aus ihr auch nicht zu ersehen, was KITAKAMI für echte Adern und was er für sekundäre Falten hält.

Meiner Ansicht nach ist es nicht allzu schwer, das Flügelgeäder der Deuterophlebiidae (Abb. 12) mit dem der Blephariceridae (Abb. 11) zu vergleichen. Folgende Punkte erscheinen mir wichtig:

1. Echte Adern und sekundäre Falten sind auch bei den Deuterophlebiidae mit hinreichender Sicherheit zu unterscheiden. Die echten Adern sind, wenn auch nur schwach, sklerotisiert, während die sekundären Falten vollkommen hyalin, sehr schmal und wie mit dem Messer eingeschnitten erscheinen. Ein gewisser Anhalt ergibt sich auch aus der Verbindung der sekundären Falten mit den Rudimenten des eigentlichen Geäders. Es ist wohl a priori mehr als wahrscheinlich, daß die sekundären Falten bei den Deuterophlebiidae wie bei den Blephariceridae entstanden sind, ehe das ursprüngliche Geäder so weitgehend reduziert wurde wie das heute der Fall ist. Daraus ergibt sich, daß der Verlauf der sekundären Falten von der Anordnung des primären Geäders beeinflußt werden mußte. Ganz deutlich ist das bei den Blephariceridae (Abb. 11) zu erkennen. Hier sind die Längsadern, dort wo sie von den sekundären Falten geschnitten werden, oft knotenförmig verdickt. Die Falten lehnen sich deutlich an das primäre Geäder an, das zum Teil Ausgangspunkt für die Elemente des Faltensystems ist und in diesem deutliche Unregelmäßigkeiten hervorruft.

Bei den Deuterophlebiidae ist das sekundäre Faltensystem viel regelmäßiger. Offenbar hängt das mit der viel stärkeren Reduktion des primären Geäders bei dieser Familie zusammen. Das sekundäre Faltensystem machte aber auch hier das primäre Adersystem als Stützgerüst des Flügels nicht ganz entbehrlich und lehnt sich nach wie vor an dieses an. Die primäre Verschiedenheit der beiden Systeme kommt auch bei den Deuterophlebiidae darin zum Ausdruck, daß einige der Längsadern frei in der Flügelfläche auslaufen ohne ihre Fortsetzung in sekundären Falten zu finden, die sich vielmehr spitzwinklig an das Aderrudiment anlehnen.

2. Im System der sekundären Falten fallen namentlich 3, wenn man will 4, konzentrisch angeordnete Kreisabschnitte auf. Diese Kreisfalten sind auch bei den Blephariceridae (Abb. 11) zu erkennen, wenn auch viel unregelmäßiger als bei den Deuterophlebiidae. Namentlich der ausgedehnte mittlere Kreisbogen ist auch bei den Blephariceridae deutlich, wenngleich unvollständig ausgebildet.

Ich habe keinen Versuch gemacht, zu ermitteln, ob etwa bei anderen Blephariceridae das Faltensystem noch besser mit dem der Deuterophlebiidae übereinstimmt als bei der abgebildeten Gattung *Liponeura.* Immerhin fällt die recht gute Übereinstimmung zwischen der hier abgebildeten *Liponeura* (Abb. 11) mit den Zeichnungen von LINDNER (1930, Textfig. 1: *Blepharicera)* und ALEXANDER (1963, Fig. 13: *Bibiocephala)* auf. Auch die Zeichnungen von EDWARDS (1939, Fig. 1, 2: *Edwardsina)* sind nicht sehr verschieden, und wesentliche Abweichungen kann ich selbst bei der Gattung *Apistomyia,* die ein besonders stark reduziertes Geäder besitzt, nicht feststellen.

Abgesehen von der größeren Regelmäßigkeit der Bogenfalten ist für die Deuterophlebiidae die größere Zahl und der regelmäßige Verlauf der Längsfalten charakteri-

stisch. Auch das hängt sicher zum Teil mit der viel weitergehenden Reduktion des primären Geäders, zum Teil aber auch mit Unterschieden in der allgemeinen Flügelform zusammen.

3. Der Flügel der Deuterophlebiidae ist viel breiter und am Hinterrande viel stärker konvex als derjenige der Blephariceridae.

Auch bei diesen kann man allerdings eine gewisse Tendenz zur Verbreiterung des Flügels und zur starken Entwicklung des Anallappens beobachten, der z. B. bei *Hapalothrix* (Abb. 64 bei Hennig 1954) stark nach der Flügelwurzel hin ausgezogen ist. Aus einem solchen Flügel kann man den der Deuterophlebiidae formal leicht ableiten: Außer einer stärkeren Vergrößerung des Anallappens und einer Verbreiterung in der Mitte scheint vor allem eine „Dehnung“ der Flügelregion zwischen dem Radialsektor und dem vorderen Aste der Media einerseits und zwischen dem hinteren Aste der Media und dem vorderen Aste des Cubitus andererseits stattgefunden zu haben.

4. Bei den Blephariceridae ist der Radius dicht an die Costa herangerückt und beide Arten sind stellenweise verbreitert. Die zwischen ihnen liegende Subcosta ist stark verkürzt. Bei der in Abb. 11 dargestellten *Liponeura* ist die Verstärkung des Vorderrandes („Costalisation“ nach der Terminologie Rohdendorfs) noch durch eine in der Färbung zum Ausdruck kommende Sklerotisierung und Faltung des Gebietes zwischen Radius und Costa unterstützt. Inwieweit das schon Grundplanmerkmale der Blephariceridae sind, weiß ich allerdings nicht.

Auf jeden Fall ist die „Costalisation“ bei den Deuterophlebiidae viel weniger stark ausgeprägt. Costa und Radius sind breit getrennt. Die zwischen ihnen liegende Subcosta ist viel länger als bei den Blephariceridae. Sie erreicht zwar den Flügelrand nicht, doch gilt das auch für fast alle anderen Längsadern und hat insofern wenig zu bedeuten. Nur der Radius ist — im Endabschnitt als sehr schwache Falte — bis zum Flügelrande zu verfolgen.

Hinter dem Radius ist bei den Deuterophlebiidae ein Ast des Radialsektors zu erkennen. Im Grundplan der Blephariceridae hat der Radialsektor 3 Äste, aber es besteht auch hier die Tendenz zur Reduktion: *Apistomyia* hat nur einen Ast und bei *Hammatorrhina* fehlt der Radialsektor ganz (Abb. 65, 66 bei Hennig 1954).

Die Mündungen von Radius und Radialsektor (soweit man bei diesem von einer „Mündung“ sprechen kann) sind bei den Deuterophlebiidae in Richtung nach der Flügelwurzel hin verschoben. Auch das ist eine Tendenz, die bei den Blephariceridae (viel stärker allerdings noch bei zahlreichen anderen Dipteren) auftritt.

Da bei den Dipteren die Media niemals vor der Flügelspitze liegt, auch wenn die Mündungen von Radius und Radialsektor sehr stark nach der Flügelwurzel hin verschoben sind, können die beiden nächsten Aderrudimente bei den Deuterophlebiidae mit großer Sicherheit als Reste der Media gedeutet werden. Ihre Spitzen sind leicht nach vorn gebogen. Offenbar hängt das mit morphogenetischen Vorgängen zusammen, die dem Hinterrande des Flügels zu seiner starken Krümmung und der Flügelspitze zu ihrer Abrundung verholfen haben. Auch bei den Blephariceridae hat die Media nur 2 Äste (abgesehen von m_4, die bei allen Dipteren ihre besondere Geschichte hat), deren Deutung nicht ganz sicher ist.

Zwischen Radialsektor und Media wird die Costa ziemlich unvermittelt sehr dünn. Auch bei den Deuterophlebiidae ist die Costa nur etwa bis in dieses Gebiet hinein zu verfolgen. Weiter hinten ist der Flügelrand praktisch membranös.

Bei den Blephariceridae ist eine starke Tendenz zur Verschiebung der Verzweigungsstellen in Richtung nach der Flügelwurzel hin zu beobachten. Das wird besonders deutlich in der starken Verlängerung der „Cubitusgabel“ (m_4 und cu_{1b}; vgl. die Abbildung 59-66 bei Hennig 1954). Bei den Deuterophlebiidae ist diese Verschiebung bis zum Extrem geführt. Deshalb sind auch auf der Flügelfläche alle Längsadern iso-

liert. Die Verzweigungsstellen sind in den Bereich der Basalregion geraten, in der auch sonst der Zusammenhang der Längsadern oft undeutlich wird (vgl. z. B. Psychodidae).

Ich habe daher auch keine Bedenken, die beiden nächsten Aderrudimente als die Komponenten der „Cubitusgabel" (m_4 und cu_{1b}) zu identifizieren. Beide Adern sind am Ende stark nach hinten gekrümmt, und zwischen ihnen und dem Gebiet der Media liegt ein breites von primärem Geäder freies Feld. Hier macht sich offenbar schon die starke Krümmung des Anallappens bemerkbar, die besonders deutlich durch den Verlauf der sekundären Falten in Erscheinung tritt.

Deutlich ist meiner Ansicht nach auch die 1. Analader zu identifizieren. Sie liegt auf der Höhe einer ausgeprägten Flügelfalte. Da in mikroskopischen Präparaten oder auch bei trockenen Tieren diese Falte oft umgekippt ist, sieht es so aus, als sei an dieser Stelle eine besonders breite und stark sklerotisierte Ader vorhanden (vgl. die Fig. 29 bei Alexander 1963). Das ist eine Täuschung: Die Analader selbst ist nicht kräftiger als andere Aderrudimente. Ob eine Falte hinter der „1. Analader" als 2. Analader identifiziert werden kann, ist nicht ganz sicher. Bei den Blephariceridae (und auch bei den Tanyderidae) endet die sehr schwach ausgebildete Analader in einem eigenartigen stark sklerotisierten Felde, das am Einschnitt des Hinterrandes zwischen Flügelstiel und Flügelspreite liegt (Abb. 4). Dieses Feld fehlt bei den Deuterophlebiidae. Es ist durchaus möglich, daß sich die 2. Analader infolgedessen ein wenig in die Flügelspreite hinein verlängern konnte.

Es ist früher manchmal die Meinung geäußert worden, die Übereinstimmung zwischen den Deuterophlebiidae und Blephariceridae beruhe weitgehend auf Konvergenz, bedingt durch die gleiche Lebensweise. Das mag, mindestens zum Teil, richtig sein. Es scheint mir aber doch, daß die Übereinstimmung nur deshalb so groß werden konnte, weil schon die gemeinsame Ausgangsbasis identisch war. Vielleicht ist der Hinweis auf die Simuliidae nicht uninteressant, bei denen ähnliche Bedingungen vorlagen: die unter Wasser festsitzenden Puppen, aus denen die Imagines schnell zur Wasseroberfläche steigen müssen, wo sie ihre Flügel schnell entfalten müssen. Der Flügel der Simuliidae zeigt infolgedessen manche Ähnlichkeiten, die aus Anpassungen an die gleichen Bedingungen angesehen werden müssen. Es ist aber nicht zu verkennen, daß die Übereinstimmung der Flügel der Blephariceridae mit denen der Deuterophlebiidae erheblich größer ist als die der Simuliidae.

Übrigens ist auch das Fehlen der Pulvillen bei den Deuterophlebiidae, deren Empodium mächtig entwickelt ist, gut mit der Annahme einer nahen Verwandtschaft mit den Blephariceridae (und weiterhin mit allen Psychodomorpha) vereinbar, wenn die Übereinstimmung, die wahrscheinlich auf Symplesiomorphie beruht, die Verwandtschaft auch nicht beweisen kann.

Vielleicht ist es nicht überflüssig, auf die gute Übereinstimmung hinzuweisen, die selbst in Einzelheiten zwischen dem Flügel der in Abb. 12 dargestellten Art aus Hinterindien und den ausgezeichneten Abbildungen besteht, die Kennedy (1958) vom Flügel von *Deuterophlebia inyoensis* Kennedy aus Californien gegeben hat. Auch diese Abbildungen lassen den Unterschied zwischen primärem Geäder und sekundärem Faltensystem deutlich erkennen. Eine Deutung des Geäders gibt Kennedy nicht.

Über die Morphologie des Thorax machen neuere Autoren keine Angaben, die für einen genaueren Vergleich mit den Blephariceridae und den Psychodomorpha im engeren Sinne hinreichend wären. Die Arbeit von Tokunaga (1932), die von den neueren Autoren übersehen worden zu sein scheint, ist mir leider nicht zugänglich.

3. Bemerkungen über die Culicomorpha und Bibionomorpha

Die Annahme, daß diese beiden Gruppen mit den Brachycera näher verwandt sind als die Tipulomorpha und Psychodomorpha, könnte vielleicht damit begründet wer-

den, daß nur bei ihnen Pulvillen auftreten, deren Vorhandensein demnach als synapomorphes Grundplanmerkmal gewertet werden könnte. Das ist allerdings vorläufig nicht mehr als eine sehr vage Vermutung, die auf ihre Richtigkeit hin geprüft werden müßte. Ob auch die Entwicklung einer, wenn auch nur schwach ausgeprägten, Alula zum Grundplan dieser Gruppe gehören könnte, ist noch viel fraglicher.

Die Monophylie der Culicomorpha ist gut begründet und braucht deshalb hier nicht weiter berücksichtigt zu werden.

Von den Bibionomorpha hat Tuomikoski (1961) die Anisopodomorpha getrennt, und er meint, daß bisher niemand die nähere Verwandtschaft dieser beiden Gruppen (Anisopodomorpha und Bibionomorpha in Tuomikoskis Sinne) bewiesen habe. Aber ein synapomorphes Merkmal ist die Reduktion der Costa am Hinterrande des Flügels. Das Merkmal gilt auch für die Pachyneuridae und Perissommatidae, 2 Gruppen, die mit den Bibionomorpha im engeren Sinne Tuomikoskis meiner Ansicht nach weniger nahe verwandt sind als die Anisopodidae (siehe oben).

In wohl allen neueren Stammbaumentwürfen gelten die Bibionomorpha als Schwestergruppe der Brachycera. Zu dieser Frage kann ich heute nicht mehr sagen als 1954. Herr Prof. Dr. L. Brundin (Stockholm) macht mich aber freundlicherweise darauf aufmerksam, daß die starke Vergrößerung des zweiten Pleurotergits vielleicht ein synapomorphes Merkmal und damit ein gutes Argument für die Zusammengehörigkeit beider Gruppen zu einer monophyletischen Einheit höherer Ordnung ist. Die Weiterverfolgung dieser Frage liegt indessen nicht im Rahmen der Absichten der vorliegenden Arbeit.

4. Folgerungen für das System der Dipteren

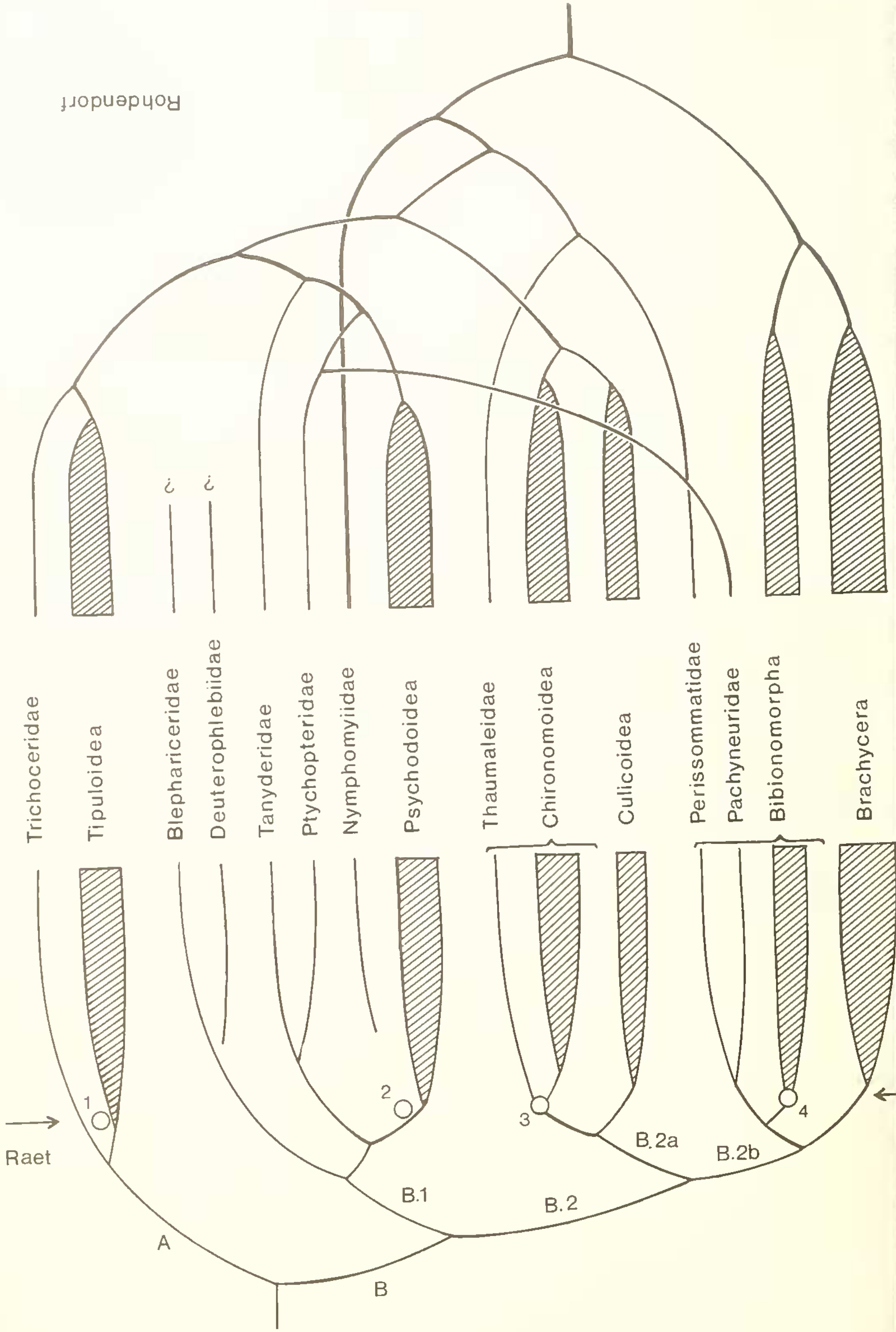
Die Ansichten, die im Vorstehenden über die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den ältesten und umfassendsten Teilgruppen der Dipteren entwickelt wurden, sind in Abb. 13 in Form eines Stammbaumentwurfes dargestellt. Ausdrücklich sei darauf hingewiesen, daß mehr oder weniger ähnliche Auffassungen bereits von anderen Autoren vertreten wurden (siehe Hennig 1954). Die Begründungen waren aber bisher so unbestimmt, daß der Versuch, die gegenwärtig übliche Einteilung der Dipteren in Nematocera und Brachycera auch für das phylogenetische System zu retten, durchaus gerechtfertigt erscheinen konnte. Auch jetzt noch sind die in der Stammbaumzeichnung (Abb. 13, unten) zum Ausdruck gebrachten Ansichten keineswegs als gesichert anzusehen. Was im Text zu ihrer Begründung gesagt wurde, ist eher als Anregung zu genauerer Untersuchung und Prüfung zu verstehen.

Der Stammbaumzeichnung entspricht das folgende System:

A. Gruppe Polyneura (= Tipulomorpha)

B. Gruppe „Oligoneura" (vorläufiger, im Text gebrauchter Name)
- B. 1 Psychodomorpha
- B. 2 unbenannte Gruppe
  - B. 2a Culicomorpha
  - B. 2b unbenannte Gruppe
    - B. $2b_1$ Bibionomorpha
    - B. $2b_2$ Brachycera

Ich habe keinen Versuch gemacht, für diejenigen als monophyletisch angenommenen Gruppen, für die es bisher noch keinen Namen gibt (B. 2, B. 2b) einen solchen zu erfinden. Dazu ist das ganze System noch zu sehr im Stadium der Arbeitshypothese. Einige Worte zur Nomenklatur sind aber wohl notwendig, um gewissen vorauszusehenden Polemiken zu begegnen.


Rohdendorf
?
?
Trichoceridae
Tipuloidea
Blephariceridae
Deuterophlebiidae
Tanyderidae
Ptychopteridae
Nymphomyiidae
Psychodoidea
Thaumaleidae
Chironomoidea
Culicoidea
Perissommatidae
Pachyneuridae
Bibionomorpha
Brachycera
Raet
1
2
3
4
A
B
B.1
B.2
B.2a
B.2b

Hätten wir für alle monophyletischen oder als monophyletisch angesehenen Gruppen neutrale Namen — wie Aves, Insecta, Diptera, Brachycera — dann würden sich sachliche Änderungen im System auf Grund neuer Erkenntnisse viel weniger drastisch ausprägen, weil sie keine Änderung der Gruppennamen zur Folge hätten: den Brachycera bleibt ihr Name solange die Gruppe als monophyletisch anerkannt ist, gleichgültig, ob sie als Schwestergruppe der „Nematocera“ oder der Bibionomorpha angesehen und welcher Rang ihr dementsprechend zuerkannt wird. Leider sind aber viele Gruppennamen höherer Ordnung von Gattungsnamen abgeleitet und mit einer Endung versehen, die zugleich ihren Rang bzw. ihr Verhältnis zu anderen Gruppen ausdrücken will. Dann aber ändert sich der Name, wenn sich die Ansichten über das Verhältnis zu anderen Gruppen ändern. Es würde sehr verwirrend wirken und sicher als untragbar angesehen werden, wenn z. B. eine Gruppenname mit der Endung -morpha in einem Falle mehrere Gruppen umfaßt, deren Name auf -formia endet, während in anderen Fällen ein Gruppenname mit der Endung -formia mehrere Teilgruppen umfaßt, deren Name auf -morpha endet. Aus diesem (formalen!) Grunde wäre es zwar möglich, für die Gruppe „Culiciformia“ (im Sinne von HENNIG 1954) diesen Namen beizubehalten, wenn man sie in einer Reihe „gleichrangiger Gruppen“, deren Name ebenfalls auf -formia endet, als Teilgruppe der „Nematocera“ oder (mit ROHDENDORF) wenigstens der „Tipulomorpha“ ansieht. Wenn jedoch in einem System dieselbe monophyletische Gruppe (B. 2a im oben angeführten System als Schwestergruppe der „Bibionomorpha + Brachycera“ (Gruppe B. 2b in unserem Schema) erscheint, so wird es als formal kaum tragbar angesehen werden, ihr die Endung -formia zu lassen. Sie wurde daher in der vorliegenden Arbeit wenigstens mit dem einen höheren Rang andeutenden Namen Culicomorpha bezeichnet, obwohl auch das (formal!) nicht ganz korrekt ist und auf die Dauer (ebenso wie bei den Psychodomorpha und Tipulomorpha) zu Schwierigkeiten führen wird.

Wir sind in diesen Fällen also die Gefangenen unserer Absicht, im Namen einer Gruppe durch die Endung zugleich ihren kategorialen Rang im Vergleich zu koordinierten oder subordinierten Gruppen zum Ausdruck zu bringen.

Aus diesen Ungelegenheiten herauszukommen, ist zur Zeit praktisch unmöglich; es sei denn, man verzichtet ganz auf Namen, deren Endungen mindestens einen relativen kategorialen Rang ausdrücken wollen. Dann müßte man aber eine große Zahl neuer Namen (vom Typus „Polyneura“, „Oligoneura“ oder auch nur Buchstabenkombinationen) einführen, die es jedem, der nicht mit einer größeren Insektengruppe eng vertraut ist, unmöglich machen würde, aus dem Namen auch nur ungefähr abzuleiten, welche Gruppe gemeint ist, so wie er aus den Namen Culiciformia, Culicomorpha und dergl. ableiten kann, daß es sich um Verwandte der Stechmücken handelt.

Leider können sich manche Kritiker der Systematik und insbesondere der phylogenetischen Systematik nicht davon frei machen, diese formalen Schwierigkeiten von sachlichen Fragen zu trennen. Zweifellos brauchen wir z. B. für die 80 000 Dipteren eine weit größere Zahl von Namen für „Zwischenkategorien“ als für die 6000 Säugetiere, wenn wir die Verwandtschaftsbeziehungen auch nur annähernd in beiden Gruppen mit derselben Genauigkeit darstellen wollen.

Abb. 13. Phylogenetische Beziehungen zwischen den wahrscheinlich monophyletischen Teilgruppen der „Nematocera“ und den Brachycera. Die in der vorliegenden Arbeit versuchsweise begründete und zur Diskussion gestellte Auffassung (unten) der von ROHDENDORF (1964) vertretenen (oben) gegenübergestellt. Über die Bedeutung der Buchstaben- und Zahlenkombinationen gibt das Schema auf S. 19 Aufschluß. Die unausgefüllten Kreise bezeichnen diejenigen von ROHDENDORF im Rät (obere Trias) nachgewiesenen Fossilien, deren Zuordnung zu bestimmten monophyletischen Gruppen gut begründet erscheint: 1. *Architipula radiata* Rohdendorf; 2. *Tanyderophryne*; 3. Architendipedidae; 4. *Rhaetomyia, Protorhyphus, Protolbiogaster* u. a.

Das zu bestreiten oder die sich daraus ergebenden Schwierigkeiten gegen die Systematik oder gar gegen die phylogenetische Systematik ins Feld zu führen — wie das leider geschehen ist —, wäre nur jemandem erlaubt, der meint, einen so hohen Grad der systematischen Durcharbeitung wie bei den Säugetieren brauche man bei den Insekten nicht anzustreben! Wer wissenschaftlich denkt, wird diesen Standpunkt nicht ernsthaft vertreten können.

Vielleicht ist auch wichtig, ausdrücklich darauf hinzuweisen, daß die angedeuteten formalen Schwierigkeiten keineswegs nur in der phylogenetischen Systematik auftreten: Derjenige Autor, dessen systematische Einteilung am drastischsten von den bisher gebräuchlichen abweicht, und der sich zur Schaffung von recht zahlreichen Namen mit der Endung -morpha in der höchsten Kategorienstufe veranlaßt gesehen hat (ROHDENDORF 1962), ist ein ausgesprochener Anhänger der typologischen, von manchen Autoren auch „natürlich" oder „synthetisch" genannten Systematik: Viele der Gruppen höchster Rangstufe („Infraordines": Termitoxeniomorpha, Braulomorpha, Streblomorpha, Nycteribiomorpha) in seinem System sind typologisch besonders auffällig ausgezeichnete — an sich wohl monophyletische — Äste des Stammbaumes, deren Herausnahme aus dem genealogischen Zusammenhange (auch wenn man diesen so sieht, wie es ROHDENDORF tut) dem Rest der „Infraordines" den Charakter hochgradig paraphyletischer Gruppen verleiht: ein charakteristisches Merkmal aller typologischen bzw. „natürlichen" (im Sinne mancher Autoren) oder „synthetischen" (im Sinne von GISIN) Systeme.

Literaturverzeichnis

ALEXANDER, C. P. (1963): Blepharoceridae and Deuterophlebiidae, in: Guide Insects Connecticut VI, fasc. 8. — Bull. State Geol. Nat. Hist. Survey Connecticut 93, p. 39—83.

COLLESS, D. H. (1962): A new australian genus and family of Diptera (Nematocera: Perissommatidae). — Austral. Journ. Zool. 10, p. 519—535.

— (1965): An extraordinary australian Cecidomyiid, possibly related to the Nymphomyiidae. — Proc. R. ent. Soc. London (B) 34, p. 145—149.

CRAMPTON, G. C. (1926): A phylogenetic study of the thoracic sclerites of the Psychodoid Diptera, with remarks on the relationships of the Nematocera. — Ent. News 37, p. 33—38, 65—70.

— (1942): The external morphology of Diptera, in: Guide Insects Connecticut VI, fasc. 1. — Bull. State Geol. Nat. Hist. Survey Connecticut 64, p. 10—165.

EDWARDS, F. W. (1928): Diptera. Fam. Protorhyphidae, Anisopodidaee, Pachyneuridae, Trichoceridae. — Genera Ins. 190.

— (1929): Blepharoceridae. — Diptera Patagonia S. Chile II, fasc. 2, p. 33—75.

ENDERLEIN, G. (1936): Zweiflügler, Diptera. — Die Tierwelt Mitteleuropas Band VI, Insekten 3. Teil, 259 pp. Leipzig.

GRANT, V. J. I. (1960): The mesothoracic indirect flight muscles of Simuliidae and Psychodidae, with a note on the tergal depressor of the trochanter. — Proc. R. ent. Soc. London (A) 35, p. 168.

HENDEL, FR. (1936—1938): Diptera in: KÜKENTHAL-KRUMBACH, Handbuch der Zoologie 4. Band, 2. Hälfte, 2. Teil, p. 1729—1998.

HENNIG, W. (1954): Flügelgeäder und System der Dipteren unter Berücksichtigung der aus dem Mesozoikum beschriebenen Fossilien. — Beitr. Ent. 4, p. 245—388.

KENNEDY, H. D. (1958): *Deuterophlebia inyoensis*, a new species of mountain migde from the alpine zone of the Sierra Nevada Range, California. — Trans. Amer. Microscop. Soc. 79, p. 191—210.

KITAKAMI, S. (1938): The Deuterophlebiidae of Japan. — Annot. Zool. Japon. 17, p. 487—513.

LINDNER, E. (1930): Blepharoceridae und Deuterophlebiidae, in: E. LINDNER, Die Fliegen der paläarktischen Region II, 1, p. 1—36.

MEIJERE, J. C. H. DE (1901): Über das letzte Glied der Beine bei den Arthropoden. — Zool. Jahrb., Abt. Anatomie 14, p. 417—476.

NACHTIGALL, W. (1968): Gläserne Schwingen. Aus einer Werkstatt biophysikalischer Forschung. München (Moos-Verlag).

PEUS, FR. (1958): 10a. und 10b. Tanyderidae und Liriopeidae, in: E. LINDNER, Die Fliegen der paläarktischen Region III (Liefg. 200), p. 1—44.

ROHDENDORF, B. B. (1958—1959): Die Bewegungsorgane der Zweiflügler-Insekten und ihre Entwicklung (I—III). — Wissenschaftl. Zeitschr. Humboldt-Univ. Berlin, math.-nat. Reihe, 8, p. 73—119, 269—308, 435—454.

— (1962): Diptera, in: A. ORLOW & alii, Osnowy paleontologii 9, p. 307—344, Moskau.

— (1964): Istoritscheskoje razwitie dwukrylych nasekomych. — Trudy paleont. Inst. Akad. Nauk 100, p. 1—311, Moskau.

SÉGUY, E. (1959): Introduction à l'étude morphologique de l'aile des insectes. — Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris (A, Zool.) 21, 248 pp.

SMART, J. (1959): Notes on the mesothoracic musculature of Diptera. — Smithson. Miscell. Coll. 137, p. 331—364.

STONE & alii (1965): A Catalog of the Diptera of America North of Mexico. Washington.

TOKUNAGA, M. (1961): A phylogenetic study of the thoracic sclerites of the Deuterophlebiidae. — Rep. Japan. Assoc. Adv. Sci. 8, p. 428—434.

TUOMIKOSKI, R. (1961): Zur Systematik der Bibionomorpha 1. Anisopodidae und Protorhyphidae. — Ann. Ent. Fenn. 27, p. 65—69.

ZWICK, P. (1968): Zur Kenntnis der Gattung *Dioptopsis* (Dipt., Blephariceridae) in Europa. — Mitt. schweiz. ent. Ges. 41, p. 253—265.

Anschrift des Verfassers:

Professor Dr. Willi Hennig, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3